



MUDA Y REPRODUCCIÓN EN AVES DE SOTOBOSQUE DE LA RESERVA NACIONAL ALLPAHUAYO MISHANA, LORETO, PERÚ

María Isabel Torres-Vásquez¹ · Judit Ungvari Martin² · Matti Salo^{3,4}

¹ Universidad Nacional de la Amazonía Peruana, Iquitos, Perú.

² Florida Museum of Natural History, Gainesville, Florida, USA.

³ Biodiversity Unit, University of Turku, FIN-20014, Turku, Finland.

⁴ Natural Resources Institute Finland (Luke), Itäinen Pitkätatu 3, FIN-20520, Turku, Finland.

E-mail: María Isabel Torres-Vásquez · neopelma@gmail.com

Resumen · La muda y reproducción, así como la superposición de ambos procesos en la vida de las aves, son temas prácticamente desconocidos en la mayoría de ambientes tropicales de Sudamérica, especialmente en la Amazonía peruana. Nuestro estudio contribuye al conocimiento de estos procesos en esta zona del Neotrópico, por medio del análisis de datos recogidos a lo largo de un año de la avifauna del sotobosque en la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, y su relación con factores ambientales bióticos (floración y fructificación) y abióticos (precipitación, temperatura). Capturamos un total de 1556 individuos pertenecientes a 108 especies, de los cuales 847 se encontraban en proceso de muda. Asimismo, detectamos parches de incubación con desarrollo vascular en 89 individuos, y 44 de estos (49%) se encontraban mudando primarias, indicando un alto nivel de superposición entre muda y reproducción. Encontramos que tanto la muda como la reproducción ocurrieron durante todo el año, registrándose mayor frecuencia en junio–julio (temporada menos lluviosa) y octubre–noviembre (inicio de la temporada más lluviosa). Detectamos una correlación positiva entre la muda y la reproducción, así como una correlación negativa entre la presencia de juveniles y la fructificación. Sin embargo, ni la muda ni la reproducción mostraron correlación significativa con la precipitación, temperatura, floración o fructificación de plantas leñosas. Estos resultados pueden deberse a la influencia de factores climatológicos y a la disponibilidad de recursos alimenticios, como los artrópodos, que no fueron abarcados en el presente estudio. Asimismo, la escala temporal corta limita la generalidad de las conclusiones obtenidas.

Abstract · Molt and reproduction of understory birds in the Allpahuayo Mishana National Reserve, Loreto, Peru

The processes of molt and reproduction, and the overlap of the two during a bird's life, are practically unstudied in most tropical environments in South America, especially in Peruvian Amazonia. Our study contributes to understanding these processes in this Neotropical region by analyzing data on molt and reproduction of the understory avifauna and their relationship to different biotic environmental (flowering and fruiting) and abiotic factors (precipitation, temperature) during one year in the Allpahuayo Mishana National Reserve in northeastern Peru. A total of 1556 individuals, belonging to 108 species, were captured, of which 847 were molting. Likewise, only 89 individuals were found with a fully vascularized brood patch. However, the level of overlap with molting was high, as a total of 44 (49%) of the birds with a brood patch were also molting primaries. We found that both molt and reproduction occurred throughout the year, with peaks in June–July (the less rainy season) and October–November (the beginning of the rainy season). There was a positive correlation between molt and breeding, and a negative correlation between the presence of juveniles and the fruiting of woody plants. However, we found no statistically significant correlation of molt or reproduction with precipitation, temperature, flowering, and fruiting seasons of woody plants. These results may be subject to the influence of climatological factors and the availability of food resources, such as arthropods, that were not covered in this study. Furthermore, inference is limited due to the relatively short time frame of the study.

bioRxiv preprint doi: <https://doi.org/10.1101/2018.07.29.261111>; this version posted July 29, 2018. The copyright holder for this preprint (which was not certified by peer review) is the author/funder, who has granted bioRxiv a license to display the preprint in perpetuity. It is made available under aCC-BY 4.0 International license.

bioRxiv preprint doi: <https://doi.org/10.1101/2018.07.29.261111>; this version posted July 29, 2018. The copyright holder for this preprint (which was not certified by peer review) is the author/funder, who has granted bioRxiv a license to display the preprint in perpetuity. It is made available under aCC-BY 4.0 International license.

INTRODUCCIÓN

El periodo de la muda, proceso de reemplazo total o parcial del plumaje que ocurre de forma regular a lo largo del ciclo anual del ave (Guallar et al. 2009), implica gran estrés puesto que se ven reducidas las funciones de las plumas como la homotermia, el vuelo, la aerodinámica, el aislamiento, la impermeabilización, la flotabilidad y la exhibición, lo que genera un mayor riesgo de mortalidad (Hemborg & Lundberg 1998). Los patrones de muda varían considerablemente según las especies como respuesta adaptativa a diferentes necesidades ecológicas (Echeverry-Galvis 2012). Factores como migración, abundancia y disponibilidad de alimento, cambios de temperatura y humedad, lluvias, fenología de las plantas e incluso cambios hormonales, pueden limitar este periodo y el de la reproducción (Hahn et al. 1992, Schondube et al. 2003).

Receipt 29 July 2016 · First decision 13 October 2016 · Acceptance 7 September 2018 · Online publication 13 September 2018

Communicated by Kaspar Delhey © Neotropical Ornithological Society

En muchas especies de aves, especialmente las que habitan las regiones templadas, la muda generalmente ocurre inmediatamente después de la reproducción (Jenni & Winkler 1994). Asimismo, algunas especies pueden interrumpir la muda durante la reproducción u otros periodos de alta demanda fisiológica para reanudarla después (Howell 2010), debido a que es un proceso fisiológico energéticamente costoso, que se lleva a cabo paulatinamente durante un tiempo determinado (Moreno 2004). Sin embargo, algunas especies no tienen definida la segregación de estas actividades y sobreponen la muda con la reproducción, siendo esto más común en los trópicos, en áreas con precipitación irregular donde la reproducción ocurre de manera oportunista (Foster 1974a, 1975), la escasez de alimento a lo largo del año es mínima (Lack 1968, Payne 1972) y las condiciones ambientales son suficientemente buenas para que puedan reproducirse (Visser et al. 2006).

En Sudamérica tropical y subtropical, los patrones de muda han sido estudiados en diversas regiones, como Brasil, en Porto Alegre (clima subtropical húmedo, Bugoni et al. 2002), en los estados de Minas Gerais (clima tropical, Marini & Durães 2001) y Goiás (clima tropical semi-húmedo); en la región central al sur de Brasil, en el Parque Nacional Restinga de Jurubatiba (Gomes et al. 2010); y en la costa norte del estado de Río de Janeiro (clima tropical atlántico), sudeste de Brasil, así como en el norte de Manaus, Brasil (Johnson et al. 2012). Estas investigaciones sugieren que la muda en el Neotrópico es más frecuente durante las temporadas lluviosas; a su vez, el patrón de muda encontrado por Magalhães et al. (2007) y Piratelli et al. (2000) indica que la muda se lleva a cabo de manera irregular a lo largo del año, incluyendo las temporadas de mayor y menor precipitación. Además, Piratelli et al. (2000) y Piratelli (2012) encontraron que la frecuencia de muda se correlaciona positivamente con la precipitación y la temperatura en la región del Cerrado, y con la temperatura en el Bosque Atlántico.

Asimismo, se ha propuesto que la reproducción en hábitats tropicales (Lack 1968, Kendeigh et al. 1977, Sick 1997), áridos y semi-áridos como Venezuela y Colombia (Poulin et al. 1992) se ve favorecida por la abundancia de alimento (artrópodos y frutos), que es determinada por el régimen de precipitaciones. Dado lo anterior, se esperaría que esta ocurriera en la temporada lluviosa cuando la disponibilidad de alimento es generalmente más alta en la Amazonía (Pinto 1953; Oniki & Willis 1983, 1984). Esta hipótesis es respaldada por los resultados de diversas investigaciones. Magalhães et al. (2007) quienes encontraron que la temporada de reproducción ocurre en noviembre y de febrero a abril; también por Bugoni et al. (2002), de setiembre a febrero; y Marini & Durães (2001), de octubre a enero. Por su parte Piratelli et al. (2000), señalan que para el caso de las familias Trochilidae, Tyrannidae, Pipridae, Furnariidae, Thamnophilidae y Emberizidae, el ciclo reproductivo ocurre entre agosto y noviembre, coincidiendo así con los primeros meses de lluvia en la región este de Mato Grosso del Sur (Brasil), mientras que la muda ocurre a lo largo de todo el año, con picos notablemente pronunciados en los meses de enero a mayo, a excepción de la familia Pipridae, que muestra estos patrones en los meses de setiembre y noviembre.

Considerando lo anterior, la temporalidad de la muda y la reproducción se ven influenciados por los mismos factores. Las regiones tropicales son consideradas como las más esta-

bles debido a que las fluctuaciones estacionales en la abundancia de alimento son mínimas a lo largo del año, en comparación con las regiones templadas, por lo que las aves no están sujetas a presiones alimenticias, pudiendo así reproducirse y mudar el plumaje al mismo tiempo (Payne 1972, Freed & Cann 2012). Sin embargo, el porcentaje de superposición de estos dos procesos parece ser relativamente bajo. El porcentaje de superposición en la región Três Lagoas (Estado Mato Grosso do Sul), Brasil fue 13,1% (Piratelli et al. 2000); 12,7% en Manaus (Estado de Amazonas), Brasil (Johnson et al. 2012); 11,9% en la región El Cerrado (Estado Mato Grosso do Sul) y el Bosque Atlántico (Estado de Río de Janeiro), Brasil (Piratelli 2012); y 8,3% en los estados de Minas Gerais (Marini et al. 2001). El método usado por Magalhães et al. (2007) para calcular la superposición no es claro, pero reportan 2,7% de superposición en el Refugio Ecológico Charles Darwin (Estado de Pernambuco), Brasil; mientras que Mallet-Rodríguez (2001) no encontró superposición en Serra dos Órgãos (Estado de Río de Janeiro), Brasil (con base en una muestra reducida).

La Amazonía occidental, a diferencia de la oriental, posee gradientes altitudinales y patrones geológicos y edáficos muy marcados, representados por la formación Pebas y Nauta, regímenes de precipitación y ciclos hidrológicos estacionales que lo hace una zona muy singular y biodiversa (Räsänen et al. 1990, Higgins et al. 2011), en la Amazonía Peruana los procesos de muda y reproducción aún no han sido estudiados en detalle, a pesar de la singularidad en la temporalidad de procesos abióticos determinantes para el ciclo de vida de las aves de la región. La finalidad del presente estudio es determinar si existe estacionalidad de la muda y la reproducción de la avifauna de sotobosque en la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana (RNAME), Perú, y si ocurre superposición en la temporalidad de la muda y la reproducción, así como explorar su relación con los factores ambientales bióticos (floración y fructificación) y abióticos (precipitación, temperatura); por lo que nuestra hipótesis es que en esta parte de la Amazonía, la muda y la reproducción no tienen una estacionalidad definida y la superposición entre ambos eventos representa una tasa muy alta.

MÉTODOS

El presente estudio se realizó entre junio 2009 y julio 2010 en la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, ubicada al suroeste de la ciudad de Iquitos, departamento de Loreto, en la cuenca baja del río Nanay (73°24'42"W, 3°56'50"S; Figura 1). Esta reserva pertenece a la zona de vida de Bosque Tropical Húmedo (Holdridge 1967), cuyo clima se caracteriza como cálido y húmedo, con precipitaciones anuales promedio de 3087 mm y mensuales promedio de 255 mm (datos correspondientes al periodo 1948–1994 de acuerdo a Marengo 1998), distribuidos de tal forma de que no hay una estación seca definida, sólo se puede diferenciar una temporada más lluviosa (de noviembre a mayo) y una temporada menos lluviosa (de junio a octubre) (Marengo 1998).

Realizamos capturas en 17 sitios de muestro que abarcaron dos tipos de bosque: bosques de vegetación esclerófila de arena blanca ($n = 10$) y bosques de colina baja ($n = 7$). Los bosques de vegetación esclerófila de arena blanca, se desarrollan en pequeñas áreas discontinuas de terraza antigua en proceso de erosión o disectación, conocidos localmente co-

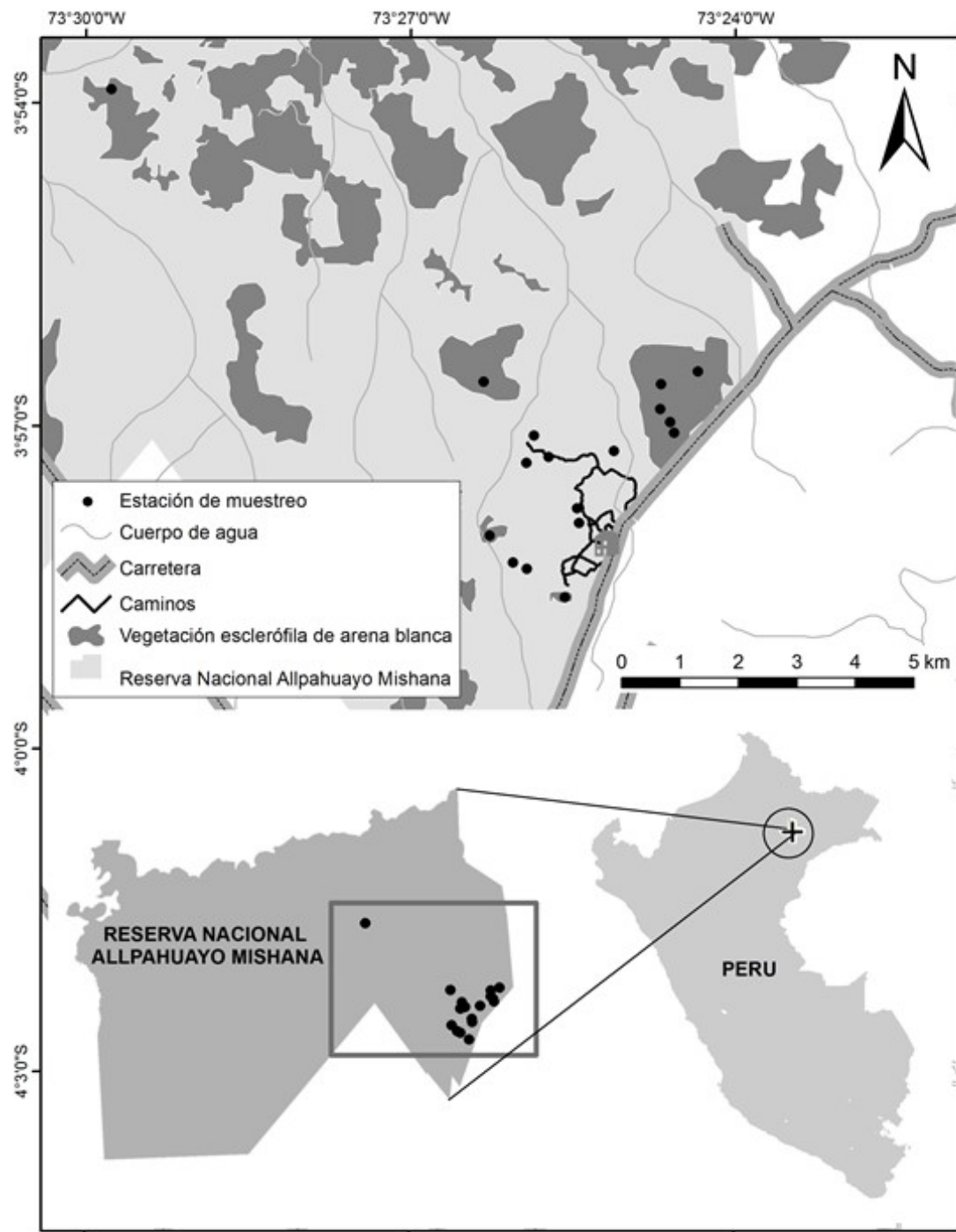


Figura 1. Mapa del área de estudio y puntos de muestreo en la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, Loreto, Perú.

mo “varillal”, ubicados de manera discontinua en algunos sectores como en la margen derecha del río Nanay. Está representado por especies de árboles mayormente delgados y bajos (< 20 m), de copas pequeñas, con hojas rígidas y duras (esclerófilas), tallos gris-blanquecinos. El sotobosque es abierto y los suelos de esta formación vegetal son de arena cuarzosa (blanca), extremadamente pobre en nutrientes. Los bosques de colina baja se desarrollan en tierras originadas por acumulación fluvial muy antigua y que se presenta con diferentes grados de disección o erosión, con una elevación topográfica menor de 80 m de altura con respecto a su base e involucran a dos tipos de geoformas (colinas bajas y lomas) (Ministerio del Ambiente 2015).

Las capturas se realizaron colocando 20 redes de neblina de 9 m x 3 m (8 unidades), 12 m x 3 m (5 unidades) y 18 m x

3 m (7 unidades), con luz de malla de 38 mm, instaladas en forma seriada en el sotobosque de cada sitio de muestreo, de junio a diciembre de 2009, totalizando 75 días de muestreo y 10528 horas-red. Durante el periodo de muestreo comprendido entre enero y julio de 2010, se colocaron sólo 16 redes de 12 m x 2,5 m con luz de malla de 32 mm, las cuales fueron instaladas en pares, totalizando 23 días de muestreo y 2992 horas-red. La distribución temporal del esfuerzo de muestreo fue de 7 días y 966 horas-red en promedio por mes.

En ambos periodos de muestreo, las redes estuvieron abiertas desde las 06:00 h hasta las 16:00 h, siendo revisadas cada 30 minutos. Permanecieron instaladas durante tres días consecutivos en cada punto de muestreo, cambiándolas de ubicación al tercer día después de las 12:00 h. Este diseño

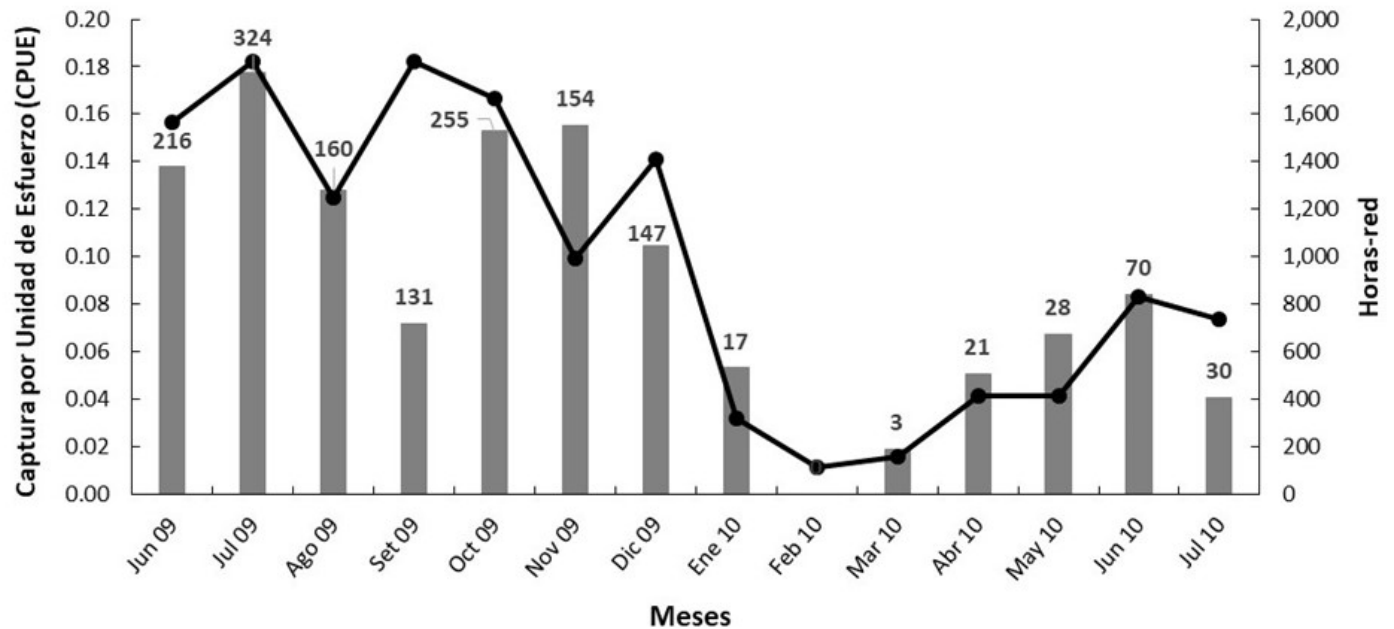


Figura 2. Variación del esfuerzo de captura. La tasa de Captura por Unidad de Esfuerzo, y el número de individuos capturados durante el muestreo en la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, Loreto, Perú entre junio 2009–julio 2010. El eje vertical izquierdo representa la Captura por Unidad de Esfuerzo y el eje vertical derecho el Esfuerzo de Captura en horas-red. El eje X representa los meses de captura. Las barras muestran la tasa de Captura por Unidad de Esfuerzo (CPUE) y la línea muestra el número de hora-red realizados en cada mes. El número de individuos capturados por mes está especificado en la parte superior de las barras.

nos permitió cubrir tres puntos de muestreo por mes y realizar la repetición de muestreo de cada punto durante el periodo de estudio, acumulando así un total de 98 días de muestreo y un esfuerzo de captura de 13.520 horas-red.

El esfuerzo de captura no fue uniforme en todos los meses debido a condiciones climáticas y el índice de Captura por Unidad de Esfuerzo (CPUE) varió sutilmente (Sutherland 2006) (Figura 2).

Cada individuo capturado fue marcado con un anillo metálico, el cual cuenta con un código de identificación, colocado en la pata derecha. Para la identificación a nivel de especie, se utilizó la guía de campo de Schulenberg et al. (2007). Para la clasificación taxonómica se empleó la lista de Plenge (2016). Los nombres científicos y nombres comunes fueron tomados del listado del South American Checklist Committee (SACC), mientras que para la clasificación de gremio alimenticio se empleó la propuesta de Terborgh et al. (1990), en base al comportamiento trófico de las especies.

La muda activa fue determinada por la presencia de cañones de plumas nuevas en el cuerpo, cola y ala, verificándose en el ala que la muda fuese simétrica para discriminar episodios de muda de eventos de muda accidental (Ralph et al. 1996, Piratelli et al. 2000). La reproducción se determinó por la presencia del parche de incubación vascularizado, el cual indica el punto máximo del periodo de incubación (Ralph et al. 1996). Categorizamos los individuos en adultos o juveniles basándonos en el plumaje y la presencia de comisura labial (Ralph et al. 1996, Piratelli et al. 2000, Ryder & Wolfe 2009; Wolfe et al. 2009, 2010; Johnson et al. 2011, Johnson & Wolfe 2014). Del mismo modo categorizamos a los individuos en machos o hembras con base en el dicromatismo y dimorfismo sexual, por la presencia de protuberancias cloacales en el caso de los machos y el parche de incubación con desarrollo vascular, en el caso de las hembras (Ralph et al. 1996). Efectuamos además un análisis de muda y reproducción a nivel de familias, considerándose para ello a las

familias con mayor cantidad de individuos capturados por cuestiones de estadísticas, siendo en este caso las familias Tyrannidae (133 individuos) y Pipridae (313). Del mismo modo, la frecuencia de la muda y la reproducción a su vez, fueron calculadas en base a la cantidad de individuos capturados mensualmente que presentaron muda activa, protuberancia cloacal y parche de incubación con desarrollo vascular.

Para determinar la proporción de individuos con superposición de muda y reproducción, es decir, la proporción de aquellos individuos que realizan la muda y la reproducción al mismo tiempo, se consideró sólo a individuos adultos que presentaron al momento de ser estudiados tanto un parche de incubación con desarrollo vascular como muda de ala simétrica. Excluimos del análisis a individuos no passeriformes por el bajo número de muestras (familias Tinamidae, Accipitridae, Trochilidae, Columbidae, Alcedinidae, Momotidae, Galbulidae, Bucconidae, Capitonidae, Ramphastidae, Picidae y Falconidae), y a los que no desarrollan parche de incubación o lo desarrollan de manera ambigua como palomas (del Hoyo et al. 1997, Johnson et al. 2012), quedando 1368 individuos para la realización de este análisis. La proporción (%) de superposición se determinó mediante el siguiente cálculo: $n_{pm}/n_p \times 100$; donde n_{pm} es el número de individuos con presencia parche y muda simultáneos, y n_p es el número de todos los individuos con parche presente (con o sin muda simultánea).

Los datos de temperatura (°C) y precipitación (mm) fueron obtenidos de las estaciones meteorológicas Moravillo-San Juan Bautista y Santa María de Nanay, del Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología (SENAMHI), considerándose para los análisis los valores mensuales de precipitación y valores de promedio mensual de temperatura comprendidos entre junio de 2009 a julio de 2010. Los datos fenológicos de la vegetación sobre el número de especies en estado de floración y fructificación durante todos los meses del año se

obtuvieron de Zárate et al. (2006), quienes estudiaron el calendario de floración y fructificación de plantas leñosas en los bosques sobre arena blanca y suelo arcilloso.

Para conocer el grado de asociación entre las variables de muda, reproducción, individuos juveniles, temperatura, precipitación, floración y fructificación, realizamos un análisis con la prueba de Correlación Múltiple de Pearson (r), usando la corrección de Bonferroni (se trabajó con un nivel de significancia de $p \leq 0,05$). La normalidad de los datos fue corroborada con la prueba de Shapiro-Wilk. Los análisis se realizaron empleando los programas BioEstat 5.0 (Ayres et al. 2007) y PAST Versión 2.09 (Hammer et al. 2001).

RESULTADOS

Capturamos un total de 1556 individuos (la CPUE total fue de 0,12 individuos/hora-red) pertenecientes a 107 especies, en su mayoría insectívoras (67%). Logramos determinar la edad de un total de 1492 individuos, de los cuales el 88,9% (1326/1492) fueron adultos, 8,5% (127/1492) juveniles, 2,6% (39/1492) inmaduros y 4,1% (64/1556) individuos indeterminados. Del mismo modo conseguimos determinar el sexo de un total de 680 individuos pertenecientes a 59 especies, de los cuales el 51,6% ($n = 351$) fueron machos y el 48,3% ($n = 329$) fueron hembras (Tabla S1, Material Suplementario Online).

En cuanto al proceso de muda encontramos que, de los 1556 individuos capturados, 847 individuos pertenecientes a 63 especies se encontraban en pleno proceso de muda, siendo *Glyphorhynchus spirurus* (142 individuos en muda de un total de 206) y *Dixiphia pipra* (48/136) las especies más capturadas en proceso de muda. La mayoría de los individuos capturados se encontraban mudando únicamente las plumas del cuerpo (31,2%; $n = 485$), mientras que un 10,0% ($n = 155$) estaban mudando en simultáneo el plumaje del cuerpo, cola y ala. El resto estaba en proceso de muda de cola (7,3%; $n = 113$), cuerpo y ala (3,5%; $n = 54$), ala (1,5%; $n = 23$) o cola y ala (1,1%; $n = 17$). Por lo tanto, el número total de los individuos con muda de ala fue 249, de los cuales 59 eran hembras adultas.

Encontramos que el proceso de muda ocurrió a lo largo de todo el periodo de estudio, observando claramente un esquema general con dos picos que sobresalen en junio-julio y octubre-noviembre (Figura 3a). De igual modo, las mudas de cuerpo, cola y ala se presentaron con mayor frecuencia en los mismos meses de junio-julio y octubre-noviembre (Figura 3b), encontrándose fuertemente correlacionadas entre sí ($r = 0,9$; $p < 0,0001$). Los dos picos corresponden a la temporada con menor precipitación y el inicio de la temporada con mayor precipitación. Sin embargo, no se encontró correlación entre la muda y precipitación ($r = -0,27$; $p = 0,4$), temperatura ($r = -0,36$; $p = 0,2$), floración ($r = 0,37$; $p = 0,2$), o fructificación ($r = -0,55$; $p = 0,07$).

La familia Tyrannidae ($n = 133$) presentó mayor frecuencia de muda de cuerpo, ala y cola en junio, octubre y diciembre; mientras que la reproducción mostró mayor frecuencia en abril y agosto. No se encontró correlación entre los individuos con muda y reproducción ($r = -0,4$; $p = 0,3$), precipitación ($r = 0,3$; $p = 0,4$), temperatura ($r = -0,5$; $p = 0,2$), floración ($r = 0,1$; $p = 0,8$) y fructificación ($r = 0,5$; $p = 0,2$). La temporalidad de muda observado para la familia Pipridae ($n = 313$), mostró mayor frecuencia en junio, lo que coincide con

el inicio de la temporada menos lluviosa. La reproducción fue más frecuente en junio, al igual que la muda, así como en octubre y enero. La muda en Pipridae estuvo correlacionada positivamente con la reproducción ($r = 0,7$; $p = 0,01$) y negativamente con la temperatura ($r = -0,7$; $p = 0,03$), no existiendo correlación con precipitación ($r = -0,1$; $p = 0,8$), floración ($r = -0,003$; $p = 0,9$) y fructificación ($r = -0,5$; $p = 0,1$).

De los 1368 individuos considerados para el análisis de actividad reproductiva, sólo se observó parche de incubación con desarrollo vascular en un total de 89 individuos, y de estos 44 se encontraban mudando simultáneamente (49% de superposición). Asimismo, de todas las hembras que presentaron muda de ala ($n = 59$), 75% ($n = 44$) presentó parche de incubación de manera simultánea. La superposición de muda y parche fue más frecuente en julio y octubre, registrándose mayormente en especies de la familia Thamnophilidae (Tabla 1).

Al igual que la muda, encontramos evidencia de actividad reproductiva durante todos los meses, siendo julio y octubre (temporada menos lluviosa) (Figura 3a) cuando se registró la mayor cantidad de individuos con parche de incubación, lo cual es corroborado con la gran cantidad de juveniles registrados en los meses posteriores (Figura 3c). La reproducción sólo estuvo correlacionada con la muda ($r = 0,8$; $p = 0,0006$) (Figura 4a), mientras que la abundancia de juveniles mostró correlación negativa con la fructificación ($r = -0,7$; $p = 0,02$) (Figura 4b). No se encontró correlación entre la reproducción y los factores ambientales de precipitación ($r = -0,5$; $p = 0,09$), temperatura ($r = 0,2$; $p = 0,6$), floración ($r = 0,5$; $p = 0,11$) y fructificación ($r = -0,4$; $p = 0,19$).

DISCUSIÓN

Distribución de muda y reproducción. La temporalidad de muda observada denotó no presentar un patrón definido durante el año de estudio, debido a que abarcó tanto la temporada menos lluviosa como la más lluviosa. No encontramos ninguna asociación estadísticamente significativa entre la muda y los factores ambientales estudiados independientemente. Tampoco se encontraron correlaciones estadísticamente significativas entre la reproducción y los factores ambientales analizados. La reproducción se llevó a cabo durante todo el año, siendo la incidencia del parche de incubación con desarrollo vascular más pronunciada durante la temporada menos lluviosa, mientras que la presencia de juveniles fue mayor durante la temporada más lluviosa. Asimismo, sólo la familia Thamnophilidae presentó mayor cantidad de individuos con parche de incubación con desarrollo vascular, especialmente en los meses de julio y octubre, que corresponde a la temporada menos lluviosa, lo cual coincide con los patrones reportados para esta familia en otras partes de la Sudamérica tropical y subtropical (Piratelli 2000, Marini & Durães 2001, Stouffer et al. 2003, Lara et al. 2012).

Los individuos capturados que presentaron superposición de muda y reproducción en la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana representaron casi la mitad (49%) de todos los individuos con parche de incubación con desarrollo vascular. Esta tasa es notablemente más alta que las reportadas por otros estudios en los Neotrópicos (e.g., Piratelli et al. 2000, Johnson et al. 2012, Piratelli 2012, Marini et al. 2001 Magalhães et al. 2007 Mallet-Rodriguez 2001), de los cuales Piratelli et al. (2000) reportan la tasa más alta (13,1%). De la mis-

Tabla 1. Número y proporción de individuos por especies que presentaron superposición entre muda y reproducción en la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, Loreto, Perú, durante junio 2009–julio 2010.

Familia	Especie	Número de individuos con superposición	Porcentaje de individuos con superposición
Thamnophilidae	<i>Megastictus margaritatus</i>	3	6,82
	<i>Thamnomanes caesius</i>	2	4,55
	<i>Isleria hauxwelli</i>	2	4,55
	<i>Myrmotherula menetriesii</i>	1	2,27
	<i>Hypocnemis hypoxantha</i>	1	2,27
	<i>Myrmoborus myotherinus</i>	3	6,82
	<i>Percnostola arenarum</i>	1	2,27
	<i>Myrmelastes leucostigma</i>	2	4,55
	<i>Sciaphylax castanea</i>	1	2,27
	<i>Hafferia fortis</i>	1	2,27
	<i>Pithys albifrons</i>	6	13,64
	<i>Gymnopathys leucaspis</i>	5	11,36
	<i>Willisornis poecilinotus</i>	8	18,18
Furnariidae	<i>Sclerurus mexicanus</i>	1	2,27
	<i>Glyphorynchus spirurus</i>	2	4,55
Tyrannidae	<i>Corythopsis torquatus</i>	1	2,27
	<i>Mionectes oleagineus</i>	1	2,27
	<i>Lophotriccus vitiosus</i>	1	2,27
Pipridae	<i>Dixiphia pipra</i>	1	2,27
Cardinalidae	<i>Cyanocompsa cyanoides</i>	1	2,27
TOTAL		44	100

ma forma, en nuestro estudio, hasta un 75% (44/59) de todas las hembras adultas encontradas con muda de ala también tenía parche de incubación vascularizado, lo que indica una alta tasa de superposición entre muda e incubación.

En Allpahuayo Mishana la estacionalidad del clima no es clara como en las áreas en donde se realizaron los estudios citados, lugares que presentan una clara estacionalidad climática, incluyendo una estación seca. Esto parece ser un factor importante para explicar la falta de un claro patrón temporal en la muda. Aunque Magalhães et al. (2007) y Piratelli et al. (2000) reportaron patrones de muda irregulares, estos patrones estaban correlacionados con la estacionalidad del clima. Piratelli et al. (2000) y Piratelli (2012) encontraron que la muda está asociada a la precipitación y la temperatura en el estado de Mato Grosso do Sul (Cerrado) y sólo con la temperatura en el estado de Río de Janeiro (Bosque Atlántico), mientras que Bugoni et al. (2002) en Porto Alegre, Marini & Durães (2001) en la región central al sur de Brasil y Gomes et al. (2010) en el Parque Restinga de Jurubatiba Nacional, sugieren que en esas localidades la muda está asociada con la precipitación.

Aunque no encontramos una asociación estadísticamente significativa entre la reproducción y los factores ambientales analizados por separado, la temporada menos lluviosa coin-

cidó con el mayor número de individuos capturados con parche de incubación, mientras que la mayor incidencia de juveniles se encontró durante la época más lluviosa, lo cual coincide con lo reportado por Poulin et al. (1992). Por otro lado, Piratelli et al. (2000), Piratelli (2012) y Stouffer et al. (2013) encontraron que la etapa reproductiva abarca la temporada seca y lluviosa (agosto–noviembre).

Más específicamente, los patrones de la muda en las familias Tyrannidae y Pipridae encontrados en Allpahuayo Mishana difieren del patrón descrito por Piratelli et al. (2000) en la región este de Mato Grosso del Sur, Brasil, en cuanto a su asociación a la precipitación. El periodo de muda en dicha región corresponde a la época lluviosa, mientras que en Allpahuayo Mishana la muda en estas familias ocurrió todo el año, abarcando las temporadas menos lluviosa y más lluviosa. No obstante, los esquemas de reproducción para las mismas familias encontrados en la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana fueron similares a los descritos por Piratelli (2011) en el Bosque Atlántico al suroeste de Brasil, en donde la actividad reproductiva ocurrió durante la temporada más lluviosa, teniendo así mayor disponibilidad de alimentos, como insectos para los individuos de la familia Tyrannidae y frutos para los individuos de la familia Pipridae (Shelly 1988, Pinheiro et al. 2002, Owens 2010, Pereira 2011).

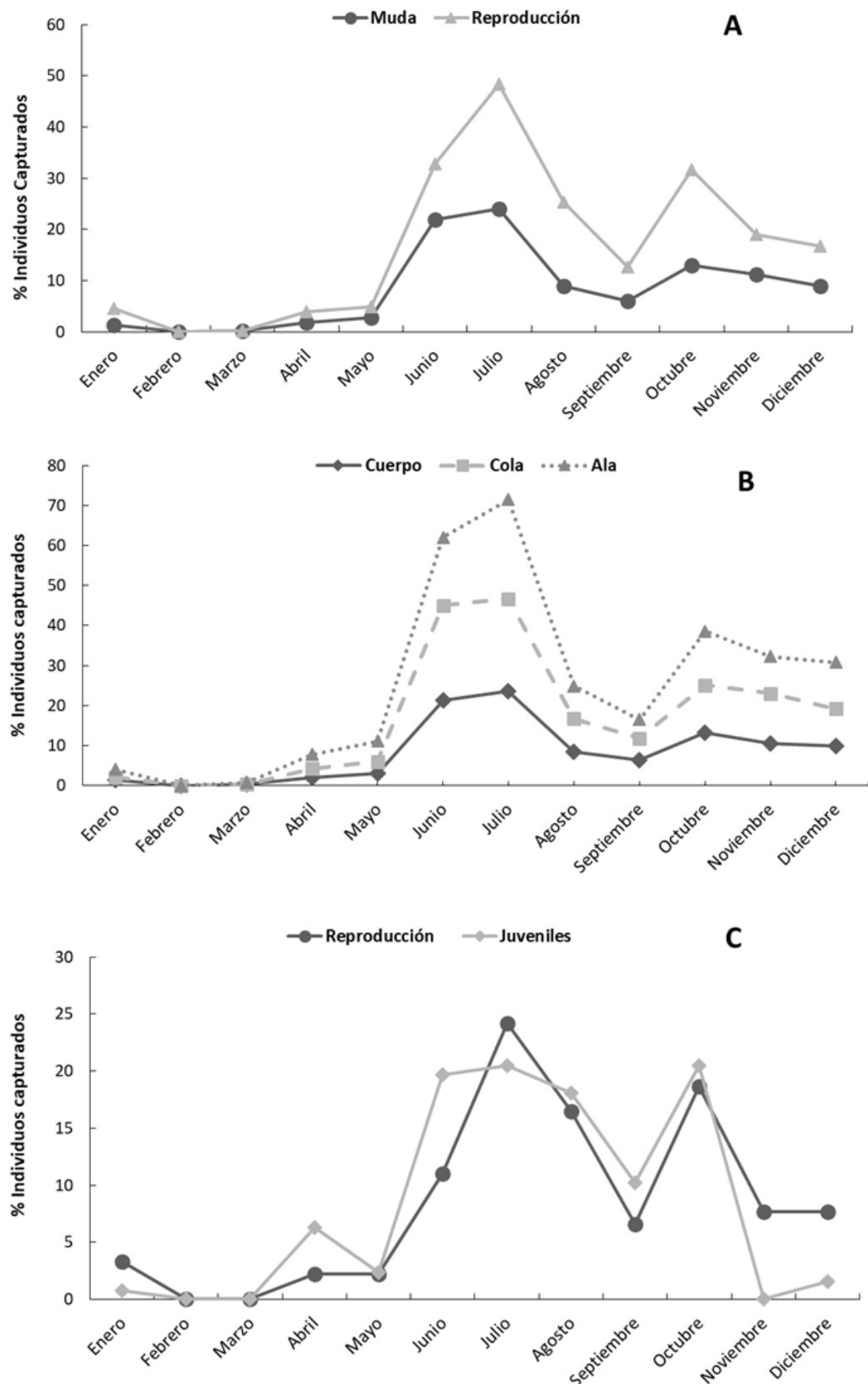


Figura 3. Variación estacional de la temporalidad de muda y reproducción de la avifauna de sotobosque de la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, Loreto, Perú, durante junio 2009–julio 2010: A) % de muda general y presencia de parche de incubación con desarrollo vascular; B) % de muda de cuerpo, cola y ala; C) % de individuos en reproducción y en edad juvenil. Los análisis han sido realizados usando la proporción de individuos en las categorías estudiadas (muda, reproducción, juveniles) del total de individuos capturados.

La falta de estudios en localidades de la selva tropical con poca o ninguna estacionalidad climática dificulta las compa-

raciones. Con el propósito de ayudar a llenar este vacío, el presente estudio parece indicar que la presencia de la muda

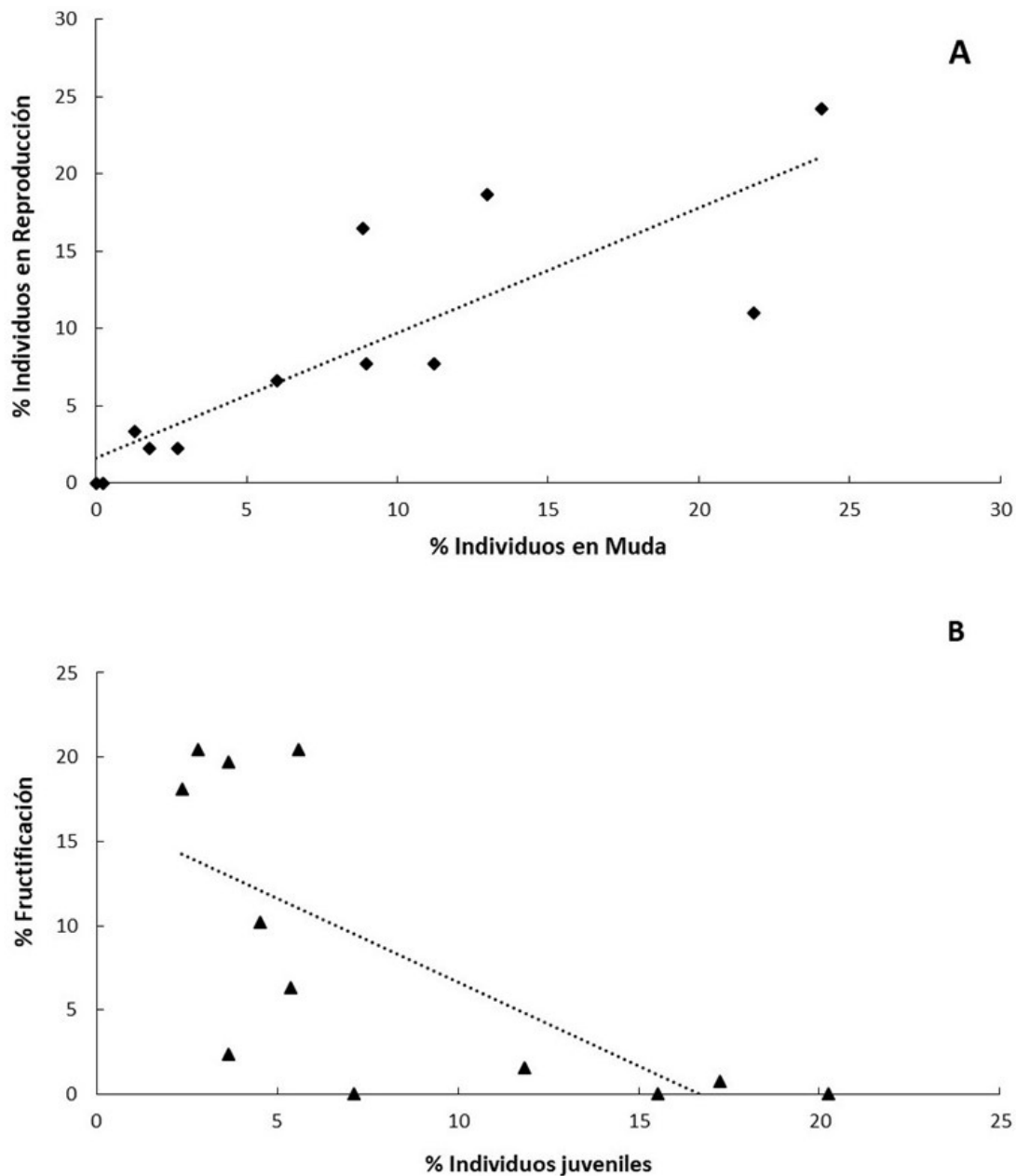


Figura 4. Correlaciones entre: A) el porcentaje de individuos capturados con parche de incubación y el porcentaje de individuos mudando por mes; B) el porcentaje de individuos en edad juvenil y el porcentaje de fructificación (de acuerdo a Zárate et al. 2006) en la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, Loreto, Perú, durante junio 2009–julio 2010.

a lo largo del año, sin mostrar patrones temporales definidos, se relacionan estrechamente a las características climáticas poco estacionales de la zona, y esto a su vez podría servir como explicación para la alta tasa de superposición de muda y reproducción en nuestra área de estudio.

Explicando la alta tasa de superposición. Una de las hipótesis que busca explicar la superposición entre muda y reproducción en las regiones tropicales sostiene que estas regiones son más estables en cuanto a la abundancia de alimentos (Echeverry-Galvis & Córdoba-Córdoba 2008), debido a que las fluctuaciones estacionales son mínimas. La abundancia de alimentos tiende a aumentar en los hábitats Neotropicales, áridos y semi-áridos hacia el final de la temporada menos lluviosa, cuando existe mayor cantidad de frutos para las especies frugívoras, y al comienzo de la temporada más lluviosa, lo que provoca el aumento de insectos y otros artrópodos, que sirven de alimento a las especies insectívoras (Lack

1968, Kendeigh et al. 1977, Poulin et al. 1992, Sick 1997). Por lo tanto, las aves no están sujetas a escasez de alimentos, pudiendo así reproducirse y mudar el plumaje al mismo tiempo, sin incurrir en un estrés energético, en comparación con lo que ocurre en las regiones frías y templadas (Payne 1972, Echeverry-Galvis & Córdoba-Córdoba 2008, Freed & Cann 2012). Efectivamente, la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana está situada cerca de la línea ecuatorial, donde la variación de factores como la temperatura son mínimas (Wolf 1969, Wikelski et al. 2000, Williams-Linera & Meave 2002).

La superposición entre muda y reproducción en los trópicos es común y hasta ventajosa, debido a la alta competencia y depredación existente en la zona, por lo que una superposición entre ambos procesos permitiría mayor tiempo para nuevos intentos reproductivos en lugares donde la depredación de nidos es alta y el éxito de anidación bajo (Foster 1974a, 1975), en comparación con lugares con climas más

templados, en donde el éxito de anidación es alto y el periodo de incubación es corto (Skutch 1966). Además, la superposición entre muda y reproducción sería compensada energéticamente por una reducción en el número promedio de crías por nido (Foster 1974b, Moreno, 2004). Por otro lado, en el presente estudio la mayoría de los individuos capturados con superposición entre muda y reproducción fueron insectívoros, lo cual podría deberse a que estos tienen menos limitaciones alimenticias a diferencia de los frugívoros (Poulin et al. 1992), cuya dieta tiene menor cantidad de proteínas, lo cual les dificulta realizar un rápido reemplazo del plumaje (Moreno 2004).

Otra hipótesis sostiene que los parásitos y los agentes patógenos pueden ser más prevalentes en las regiones tropicales que en las regiones templadas, lo que requeriría un nivel más elevado de respuesta inmunitaria por parte de las aves (Moreno 2004). Para evitar conflictos entre una elevada preparación del sistema inmune y la muda, la renovación del plumaje debería volverse más lenta y prolongada, dando lugar a la superposición entre muda y reproducción. Sin embargo, poco se conoce de los efectos de la diversidad de parásitos sobre las aves en bosques tropicales, tales como los piojos de plumaje (orden Phthiraptera), que pueden causar serios problemas al destruir las plumas. La combinación de estudios detallados de patrones de muda y la colecta de parásitos (piojos, ácaros, entre otros) podría resaltar la importancia de estos aspectos básicos en la historia natural de especies tropicales.

Nuestro estudio abarcó sólo un ciclo anual para la recolección de datos, siendo este un año marcado por el fenómeno climatológico de La Niña ocurrido en los años 2008–2011. Este fenómeno afectó a toda la Amazonía, ocasionando el inicio prematuro de la temporada de lluvias en el Norte y Noreste de la cuenca del río Amazonas, alterando el ciclo hidrobiológico anual. La precipitación promedio durante los años que corresponden al presente estudio, fue de 212 mm durante los siete meses de temporada más lluviosa y de 142 mm durante los cinco meses de la temporada menos lluviosa (SENAMHI 2009–2010 y SEHINAV 2014); y a pesar de que las precipitaciones entre los años 2009–2010 fueron muy bajas a comparación con años anteriores, esto causó inundaciones, fuertes tormentas eléctricas y otros fenómenos que pudieron influenciar en los procesos biológicos y ecológicos (como la fenología reproductiva tanto de flora y fauna) en este periodo (Marengo et al. 2012, Hoyos et al. 2013). Aunque estas posibles causas de anomalías no pueden ser ignoradas, nuestros resultados presentan características de muda y reproducción que no concuerdan con los patrones reportados en otros estudios publicados en Sudamérica tropical; la más destacada es la alta tasa de superposición entre muda y reproducción.

Otra debilidad del presente estudio fue la utilización de redes de neblina con diferentes medidas de luz de malla, debido a una coyuntura presupuestal. Si bien consideramos que estas diferencias no influyeron significativamente en la variación del número de individuos y especies capturadas; no obstante, es necesario y muy importante estandarizar no sólo el protocolo de manejo de las redes de neblina, sino también las medidas de la luz de malla, a fin de generar datos valiosos (Karr 1981).

Los resultados obtenidos durante el presente trabajo empiezan a compensar el vacío de información sobre los

procesos de muda y reproducción de aves de sotobosque en esta región de la Amazonía, como referente de zonas tropicales con poca o nula estacionalidad. Los procesos de muda y reproducción son realizados durante todo el año por las aves de sotobosque que residen en la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, con comportamientos irregulares y sin estar claramente asociadas a algún factor ambiental. Sin embargo, existe un importante grado de superposición de estos dos procesos, y estudios futuros deberían enfocarse en identificar los mecanismos responsables.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Jefatura de la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana y el Servicio Nacional de Áreas Naturales Protegidas, a la Universidad de Florida (Florida Museum of Natural History) y a la Universidad de Turku (Zoological Museum), Finlandia, por brindarnos las facilidades respectivas para la ejecución del presente estudio. El material de trabajo del presente estudio fue apoyado gracias a la beca de JUM de National Science Foundation Graduate Research Fellowship No. DGE-0802270. De igual manera agradecemos a Kimmo Nuotio por las lecciones impartidas durante las salidas al campo, a Percy Saboya, Susana Cubas y Angélica Rodríguez por su compañía y colaboración en los muestreos, a Pedro Pérez por la asistencia estadística y por la preparación del mapa del área de estudio, a Juan Díaz, José Álvarez Alonso y a los revisores anónimos por sus aportes y sugerencias para mejorar el manuscrito, y a todas las personas de las comunidades de Mishana y El Dorado por el apoyo y atención brindada durante el trabajo en campo.

REFERENCIAS

- Ayres, M, MDL Ayres JR & AS Santos (2007) BioEstat 5.3. *Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas*. Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá – IDS/MCT/CNPq, Belém, Brasil.
- Bugoni, L, L Vianna Mohr, A Scherer, M Amorin Efe & S Barbosa Scherer (2002) Biometry, molt and brood patch parameters of birds in southern Brazil. *Ararajuba* 10: 85–94.
- Busse, P & W Kania (1989) The error-resistant bird name code for ringing purposes. *The Ring* 12: 169–178.
- De Melo, R (2000) Muda e reprodução em *Ramphocelus carbo* (Passeriformes, Emberizidae) na Amazônia brasileira. *Ararajuba* 8: 135–139.
- del Hoyo, J, A Elliott & J Sargatal (1997) *Handbook of the birds of the World. Volume 4: Sandgrouse to cuckoos*. Lynx Edicions, Barcelona, España.
- Echeverry-Galvis, MA (2012) Molt-breeding overlap in birds: phenology and tradeoffs at the individual and the community levels. Ph.D. diss., Univ. of Princeton, Princeton, New Jersey, USA.
- Echeverry-Galvis, MA & S Córdoba-Córdoba (2008) Una visión general de la reproducción y muda de aves en el Neotrópico. *Ornitología Neotropical* 19: 197–205.
- Foster, MS (1974a) A model to explain molt-breeding overlap and clutch size in some tropical birds. *Evolution* 28: 182–190.
- Foster, MS (1974b) Rain, feeding behavior, and clutch size in tropical birds. *Auk* 91: 722–726.
- Foster, MS (1975) The overlap of molting and breeding in some tropical birds. *The Condor* 77: 304–314.
- Freed, LA & RL Cann (2012) Changes in timing, duration, and symmetry of molt of Hawaiian forest birds. *PLoS ONE* 7: e29834, doi:10.1371/journal.pone.0029834
- Ginn, HB & DS Melville (2007) *Moult in birds. BTO Guide* 19. The British Trust for Ornithology, Page Bros., Norwich, UK.
- Gomes, SMV, MS Buckeridgec, CO Silva, FR Scaranod, DSD Araujo &

- MAS Alves (2010) Availability peak of caloric fruits coincides with energy-demanding seasons for resident and non-breeding birds in restinga, an ecosystem related to the Atlantic forest, Brazil. *Flora* 205: 647–655.
- Gualler, S, E Santana, S Contreras, H Verdugo & A Gallés (2009) *Passeriformes del Occidente de México: morfometría, datación y sexado. Monografías n° 5 del Museu de Ciències Naturals*. Edició Institut de Cultura de Barcelona, Ajuntament de Barcelona, España.
- Hahn, TP, J, Swingle, JC Wingfield & M Ramenofsky (1992) Adjustment of the prebasic molt schedule in birds. *Ornis Scandinavica* 23: 314–321.
- Hammer, Ø, DAT Harper & PD Ryan (2001) PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 1–9.
- Hemborg, C & A Lundberg (1998) Costs of overlapping reproduction and moult in passerine birds: an experiment with the Pied Flycatcher. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 43: 19–23.
- Higgins, MA, K Ruokolainen, H Tuomisto, N Llerena, G Cardenas, OL Phillips, R Vásquez & M Räsänen (2011) Geological control of floristic composition in Amazonian forests. *Journal of Biogeography* 38: 2136–2149.
- Holdridge, LR (1967) *Life zones ecology*. Tropical Science Center, San José, Costa Rica.
- Howell, SN (2010) *Molt in North American birds*. Houghton Mifflin Harcourt Publishing Co., New York, USA.
- Hoyos, N, J Escobar; JC Restrepo, AM Arango & JC Ortiz (2013) Impact of the 2010–2011 La Niña phenomenon in Colombia, South America: the human toll of an extreme weather event. *Applied Geography* 39: 16–25.
- Jenni, L & R Winkler (1994) *Moult and ageing of European passerines*. Academic Press, London, UK.
- Johnson, EI, PC Stouffer & RO Bierregaard Jr (2012) The phenology of molting, breeding and their overlap in central Amazonian birds. *Journal of Avian Biology* 43: 141–154.
- Karr, JR (1981) Surveying birds with mist nets. *Studies in Avian Biology* 6: 62–67.
- Kendeigh, SC, VR Dol'nik & VM Gavrilov (1977) Avian energetics. Pp 127–204 en Pinowski, J & SC Kendeigh (eds) *Granivorous birds in ecosystems*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- Lack, DL (1968) *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London, UK.
- Lara, KM, JB Pinho, RML, Silveira (2012) Biología reproductiva de *Taraba major* (Aves, Thamnophilidae) na região do pirizal, porção norte do Pantanal, Mato Grosso, Brasil. *Papeis Avulsos de Zoologia* 52(30): 349–359.
- Laurance, WF (1991) Edges effects in tropical forest fragments: application of a model for the design of nature reserves. *Biological Conservation* 57: 205–219.
- Magalhães, VS, SM De Azevedo Jr, RM De Lyra-Neves, WR Telino-Júnior & DP de Souza (2007) Biología de aves capturadas em um fragmento de Mata Atlântica, Igarassu, Pernambuco, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 24: 950–964.
- Mallet-Rodrigues, F & ML Marinho (2001) Molt pattern in *Pyriglena leucoptera* with considerations about the study of molt. *Ararajuba* 9: 51–55.
- Marengo, J (1998) Climatología de la zona de Iquitos, Perú. Pp 35–57 en Kalliola, R & S Flores Paitán (eds). *Geoecología y desarrollo amazónico: estudio integrado en la zona de Iquitos, Perú*. Univ. of Turku Press, Turku, Finland.
- Marengo, JA, J Tomasella, WR Soares, LM Alves & CA Nobre (2012) Extreme climatic events in the Amazon basin. Climatological and hydrological context of recent floods. *Theoretical Applied Climatology* 107: 73–85.
- Marini, MÂ & R Durães (2001) Annual patterns of molt and reproductive activity of passerines in south-central Brazil. *The Condor* 103: 767–775.
- Ministerio del Ambiente (2015) *Mapa nacional de cobertura vegetal. Memoria descriptiva*. Dirección General de Evaluación, Valoración y Financiamiento del Patrimonio Natural, Lima, Perú.
- Moreno, J (2004) Molt-breeding overlap and fecundity limitation in tropical birds: a link with immunity? *Ardeola* 51: 471–476.
- Oniki, Y & EO Willis (1983) Breeding records of birds from Manaus, Brazil: V. Icteridae to Fringillidae. *Revista Brasileira de Biologia* 43: 55–64.
- Oniki, Y & EO Willis (1984) A study of breeding birds of the Belém area, Brazil: VII. Thraupidae to Fringillidae. *Ciência e Cultura* 36: 69–76.
- Owens, DC (2010) *Seasonal variation in terrestrial insect subsidies to tropical streams and implications for the diet of Rivulus hartii*. M.Sc. thesis, Univ. of Nebraska, Lincoln, Nebraska, USA.
- Payne, RB (1972) Mechanisms and control of molt. Pp 104–155 en Farner, DS, JR King & KC Parkes (eds). *Avian Biology, Volume 2*. Academic Press, New York, New York, USA.
- Pereira, ZP (2011) *Influência dos recursos alimentares sobre a reprodução de Neothraupis fasciata (Aves, Thraupidae)*. Dissertação de Mestrado, Univ. de Brasília, Brasília, Brasil.
- Pinheiro, F, IR Diniz, D Coelho & MPS Bandeira (2002) Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecology* 27: 132–136.
- Pinto, O (1953) Sobre a coleção Carlos Estevão de peles, ninhos, e ovos das aves de Belém (Pará). *Papeis Avulsos Departamento de Zoologia São Paulo* 11: 111–222.
- Piratelli, AJ, MA Cordeiro & LO Marcondes-Machado (2000) Reprodução e muda de penas em aves de sub-bosque na região leste de Mato Grosso de Sul. *Ararajuba* 8: 99–107.
- Piratelli, AJ (2012) Molt-reproduction overlap in birds of Cerrado and Atlantic forest, Brazil. *Ornitología Neotropical* 23: 139–150.
- Plenge, MA (2016) *List of the birds of Peru*. American Ornithologists' Union. Available at <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACC-Baseline.htm> [Accessed 31 May 2016].
- Poulin, B, G Lefebvre & R McNeil (1992) Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. *Ecology* 73: 2295–2309.
- Ralph, CJ, GR Geupel, P Pyle, TE Martin, DF DeSante & B Milá (1996) *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres*. General Technical Report PSW-GTR-159. Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, Albany, California, USA.
- Räsänen, ME, JS Salo, H Jungner & LR Pittman (1990) Evolution of the western Amazonian lowland relief: impact of Andean foreland dynamics. *Terra Nova* 2: 320–332.
- Schondube, JE, E Santana C & I Ruán-Tejada (2003) Biannual cycles of the Cinnamon-bellied Flowerpiercer. *Biotropica* 35: 250–261.
- Schulenberg, TS, DF Stotz, DF Lane, JP O'Neill & TA Parker III (2007) *Birds of Peru*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Servicio de Hidrografía y Navegación de la Amazonía Peruana - SEHINAV (2014). *Río Amazonas*. Marina de Guerra del Perú. Available at <https://www.dhn.mil.pe/shna/index2.asp?pagina=2> [Accessed 02 January 2011].
- Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología – SENAMHI (2009–2010) *Datos de precipitación y temperatura de las estaciones meteorológicas Moravilla – San Juan Bautista y Santa María de Nanay, Región Loreto*. Ministerio del Ambiente, Lima, Perú.
- Shelly, TE (1988) Relative abundance of day-flying insects in treefall gaps vs shaded understory in a Neotropical forest. *Biotropica* 20: 114–119.
- Sick, H (1997) *Ornitología brasileira. Rio de Janeiro*, Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro, Brasil.
- Silveira, MB & MÂ Marini (2012) Timing, duration, and intensity of molt in birds of a Neotropical savanna in Brazil. *The Condor* 114: 435–448.
- Skutch, AF (1966) A breeding bird census and nesting success in Central America. *Ibis* 108: 1–16.
- Stouffer, PC, EI Johnson & RO Bierregaard Jr (2013) Breeding seasonality in central Amazonian rainforest birds. *The Auk* 130: 529–540.
- Sutherland, WJ (2006) *Ecological census technique*. 2nd ed. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- Terborgh, J, SK Robinson, TA Parker III, CA Munn & N Pierpont (1990) Structure and organization of an Amazonian forest bird community. *Ecological Monographs* 6: 213–238.
- Visser, ME, LJ Holleman & P Gienapp (2006) Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia* 147: 164–172.
- Wikelski, M, M Hau, D Robinson & J Wingfield (2003) Seasonality in tropical rainforest habitats: seasonal changes in life history parameters of seven Neotropical bird species. *The Condor* 105: 683–695.

- Williams-Linera, G & J Meave (2002) Patrones fenológicos. Pp 407–431 en Guariguata RM & GH Kattan (eds). *Ecología y conservación de bosques neotropicales. Capítulo 17*. Libro Universitario Regional, Univ. of Texas, Austin, Texas, USA.
- Wolf, LL (1969) Breeding and molting periods in a Costa Rican population of the Andean Sparrow. *The Condor* 71: 212–219.
- Wolfe, J, TB Ryder & P Pyle (2010) Using molt cycles to categorize the age of tropical birds: an integrative new system. *Journal of Field Ornithology* 81: 186–194.
- Wolfe, J, P, Pyle & CJ Ralph (2009) Breeding seasons, molt patterns, and gender and age criteria for selected northeastern Costa Rican resident landbirds. *The Wilson Journal of Ornithology* 121: 556–567.
- Zárate, R, C Amasifuén & M Flores (2006) Floración y fructificación de plantas leñosas en bosques de arena blanca y de suelo arcilloso en la Amazonía peruana. *Revista Peruana de Biología* 13: 095–102.